

УДК 597—15 + 574.5.08.633

**ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ МЕТОДА ДИНАМИЧЕСКОГО  
ФАЗОВОГО ПОРТРЕТА ДЛЯ АНАЛИЗА СТРУКТУРНЫХ ПЕРЕСТРОЕК  
В КОМПОНЕНТНЫХ СООБЩЕСТВАХ ПАРАЗИТОВ ГОЛЬЯНА  
*PHOXINUS PHOXINUS* (L.)**

© Г. Н. Доровских,<sup>1</sup> В. Г. Терещенко<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Сыктывкарский государственный университет  
E-mail: dorovsk@syktsu.ru

<sup>2</sup> Институт биологии внутренних вод РАН  
E-mail: tervlad@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила 25.01.2007

Цель работы — применение метода динамического фазового портрета для исследования структурных перестроек в сообществах паразитов рыб. Этот метод позволяет выявить равновесные состояния и анализировать поведение сообщества вблизи и вдали от этих состояний. В качестве примера рассмотрена сезонная сукцессия сообществ паразитов гольяна разного возраста из рек Улчекша и Човью.

Независимо от того по численности или биомассе анализировали соотношение обилия различных видов в сообществе паразитов гольяна, полученные фазовые портреты отражают их сезонную сукцессию. В рассматриваемых сообществах паразитов в мае отмечен процесс формирования, а в июне они приходят в равновесное состояние с максимальным видовым разнообразием, минимальной скоростью изменения разнообразия и значительной численностью паразитов. Однако это равновесное состояние неустойчиво. Межпопуляционные связи приводят к дальнейшим структурным перестройкам, и в конце июля—начале августа при минимальных значениях этих показателей сообщество приходит к новому равновесному состоянию. В дальнейшем в августе—сентябре, когда хозяин заселяется новой генерацией паразитов, сообщество выходит из равновесного состояния.

В отличие от сообществ паразитов хозяина возраста 1+—3+ сообщество гольяна 0+ начинает формироваться в июле. Индекс разнообразия такого сообщества ниже.

Защитные реакции организма хозяина более выражены в момент заражения и роста паразита, т. е. тогда, когда численность гемипопуляций инвазионных максимальна (Иешко и др., 1991). Это период смены генераций паразитов, вызывающей перестройку видовой структуры их сообщества. В это время осуществляется наибольший отход рыбы. В среднем потери рыбы от заболеваний достигают 15—18 %, а при вспышках эпизоотий — 30—80 % (Смирнова и др., 2005). Смена генераций паразитов и стабилизация интенсивности заражения ими хозяина проходит за определенное время путем последовательных преобразований, т. е. реакция сообщества паразитов в значительной мере обусловлена его инерционностью (Романовский и др.,

1975). Последнее позволяет отнести сообщество паразитов к сложным динамическим системам (Антомонов, 1977).

Один из эффективных методов анализа динамической системы состоит в получении ее «фазового портрета» (Волькенштейн, 1981). Он дает возможность выявить равновесные (стационарные) состояния системы и характер ее динамики при отклонении от них. Под стационарным состоянием понимается состояние с нулевой скоростью изменения параметра, т. е. это состояние функционирования сообщества, при котором процессы воспроизведения (заселения хозяина) и смертности входящих в него популяций находятся в относительном динамическом равновесии, стабилизируются относительное обилие видов и интегральные индексы структуры (Терещенко, 2005).

Цель работы — изучение возможностей метода фазовых портретов для исследования структурных перестроек в сообществах паразитов рыб.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для анализа послужила собственная информация по видовому составу и количественному соотношению видов в сообществах паразитов гольяна из р. Човью (приток р. Вычегды — бассейн среднего течения р. С. Двина) и р. Улчекша (приток р. Летка — бассейн верхнего течения р. С. Двина), исследованных соответственно в 1998 и 2003 гг.

Для анализа сообщества паразитов рыб использованы доли видов по биомассе и числу особей. Во всех случаях расчет начат с 1-го мая.

Для построения фазового портрета необходимы данные, взятые с определенной дискретностью по времени. Интервал дискретности определяется динамическими свойствами системы и должен быть меньше, чем время ее перестройки в ответ на воздействие (Levin, 1992). По нашим наблюдениям, время перестройки сообщества паразитов составляет несколько недель. При анализе сообщества паразитов пробы взяты с интервалом в 2 недели.

Суть метода динамического фазового портрета состоит в рассмотрении траектории системы в координатах  $x$ ,  $dx/dt$ , где  $x$  — исследуемый параметр,  $t$  — время,  $dx/dt$  — скорость изменения параметра. Этот метод применялся в математической экологии для анализа динамики численности популяций (Свирижев, Логофет, 1978; Волькенштейн, 1981) и сообществ (Айламазян, Стась, 1989; Терещенко, 2005).

Как правило, динамический фазовый портрет системы строится по уравнениям, описывающим ее динамику. Для анализа структурных перестроек в сообществах паразитов рыб необходимо было конкретизировать метод применительно к анализу не математических моделей, а реальных биологических систем.

Для количественной характеристики структуры сообщества использовали индекс разнообразия, найденный по формуле Шеннона:

$$H = -\sum_{i=1}^N p_i \times \log_2 p_i,$$

где  $H$  — разнообразие структуры сообщества, бит;  $p_i$  — доля  $i$ -го вида по численности или массе;  $N$  — число видов паразитов у хозяина.

Из большого числа индексов разнообразия он наиболее оптимален, поскольку отвечает условию аддитивности информации о разнообразии различных иерархических уровней организации сообщества (Pielou, 1977; Терещенко и др., 1994).

При формальном использовании количественных методов может показаться, что этот индекс плохо отражает структурные перестройки в сообществах. Например, при смене ролей доминанта и субдоминанта он может не измениться. Однако процесс перестройки в сообществе происходит не одномоментно, а имеет некоторую протяженность во времени и сопровождается изменениями численности обоих видов. Все это сказывается на динамике индекса разнообразия, что хорошо выявляется при достаточно частом отборе проб.

Поскольку анализируемый параметр — индекс разнообразия, то динамическим фазовым портретом структуры сообщества будет кривая, отражающая его поведение в координатах  $H$  и  $dH/dt$ . Для исключения влияния случайных изменений проводили сглаживание динамики разнообразия. Весь интервал времени наблюдения разбивали на 500 отрезков и по исходным данным параболическим окном проводили аппроксимацию и интерполяцию. Скорость изменения разнообразия определяли как отношение разности значений в соседних точках к интервалу дискретности интерполяции.

Анализ основан на поиске стационарных или равновесных точек (зон), имеющих нулевую скорость изменения разнообразия. Индикатором реакции системы на воздействие могут служить переход сообщества в другое устойчивое состояние, нарушение плавности кривой фазового портрета и смена типа кривой, описывающей траекторию сообщества.

Изучение структурных перестроек зоопланктона и рыбного населения показало, что при нахождении сообщества в равновесном состоянии динамический фазовый портрет структуры имеет вид закручивающейся спирали (особая точка — устойчивый фокус), раскручивающейся спирали (особая точка — неустойчивый фокус) и циклической траектории небольшой амплитуды (особая точка — центр) (Терещенко, Надиров, 1996; Попова и др., 1997; Терещенко, Вербицкий, 1997; Терещенко, Стрельников, 1997; Терещенко и др., 2004). Первый тип фазового портрета характерен для сообщества, находящегося в равновесном состоянии в случае отсутствия на него воздействия, т.е. при стабилизации системы. Второй тип отмечен при усилении воздействия на зоопланктон и рыбное население, а третий — для сообществ, находящихся в равновесии в случае небольшого воздействия на них.

При нахождении сообщества вдали от равновесного состояния (формирующееся сообщество) его динамический фазовый портрет имеет вид выпуклой дуги (от исходного состояния к новому, имеющему большее разнообразие) или вогнутой дуги (от исходного к новому состоянию, имеющему меньшее разнообразие). Первый тип характерен для формирования зоопланктона пруда и рыбного населения водохранилищ озерного типа и для восстанавливющихся систем после прекращения «мягкого» (обратимого) угнетающего воздействия. Второй тип динамического фазового портрета наблюдался при действии на зоопланктон хищника, формировании рыбного населения водохранилищ предгорного типа и при «мягких» воздействиях (низкие концентрации тяжелых металлов и пестицидов).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Рассмотрим сезонную динамику структуры сообщества паразитов гольяна возраста 2+—3+ из р. Улчекша. При анализе соотношения обилия паразитов по биомассе в мае отмечен процесс формирования сообщества. В это время происходило заселение паразитами рыбы. При этом, судя по скорости

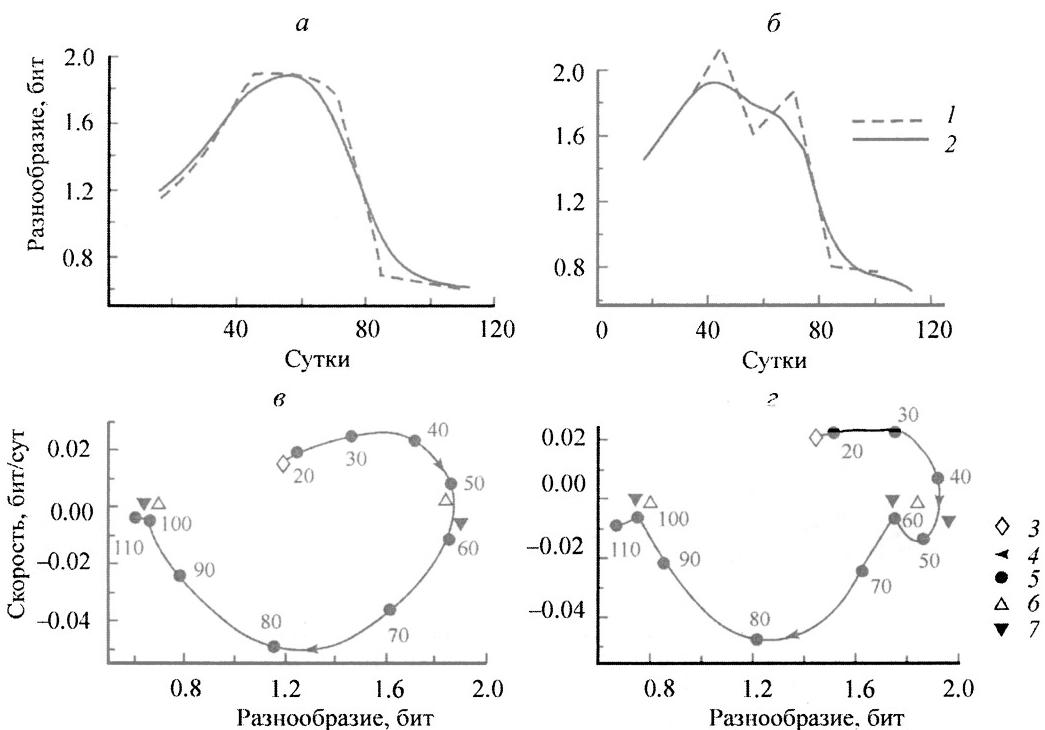


Рис. 1. Динамика разнообразия (*а*, *б*) и динамические фазовые портреты структуры сообщества паразитов гольяна возраста 2+–3+ (*в*, *г*), описанные соответственно по биомассе и численности особей составляющих его видов, из р. Улчекша.

*1* — исходные данные; *2* — сглаженные; *3* — начальное состояние системы; *4* — направление перемещения; *5* — состояние системы в момент времени (сутки), обозначенный цифрой у кривой; *6* — устойчивое состояние системы; *7* — критическая точка в функционировании сообщества.

Fig. 1. Dynamics of diversity (*a*, *b*) and dynamic phase portraits of the structure of the parasite community in the minnow of age 2+–3+ (*в*, *г*) from the Ulcheksha river, described by the biomass and numbers of individuals of the involved parasite species respectively.

изменения разнообразия, видно, что вначале шло ускорение структурных перестроек, а затем их замедление (рис. 1, *в*). На 50–55-е сут (19–24 июня) сообщество пришло в равновесное состояние с максимальным видовым разнообразием 1.8 бит, минимальной скоростью изменения разнообразия и значительной численностью паразитов (рис 1, *а*, *в*). Однако это равновесное состояние не устойчиво. На 55–60-е сут (24–29 июня) межпопуляционные связи паразитов привели к дальнейшим перестройкам в их сообществе в сторону уменьшения разнообразия, т. е. увеличения относительного обилия небольшого числа видов. До 80-х сут наблюдения (до 19 июля) скорость структурных перестроек возрастала (увеличивалась по модулю скорость изменения разнообразия). Затем структурные перестройки стали замедляться, что указывает на приближение сообщества к равновесному состоянию с уровнем разнообразия 0.6 бит (рис. 1, *в*) при минимальных значениях численности паразитов. На 110-е сут (18 августа) в функционировании сообщества паразитов вновь наступила критическая точка. Об этом свидетельствует резкое изменение хода кривой фазового портрета в виде пика. Очевидно, это связано с заселением в августе–сентябре хозяина новой генерацией паразитов, что и вывело сообщество из равновесного состояния.

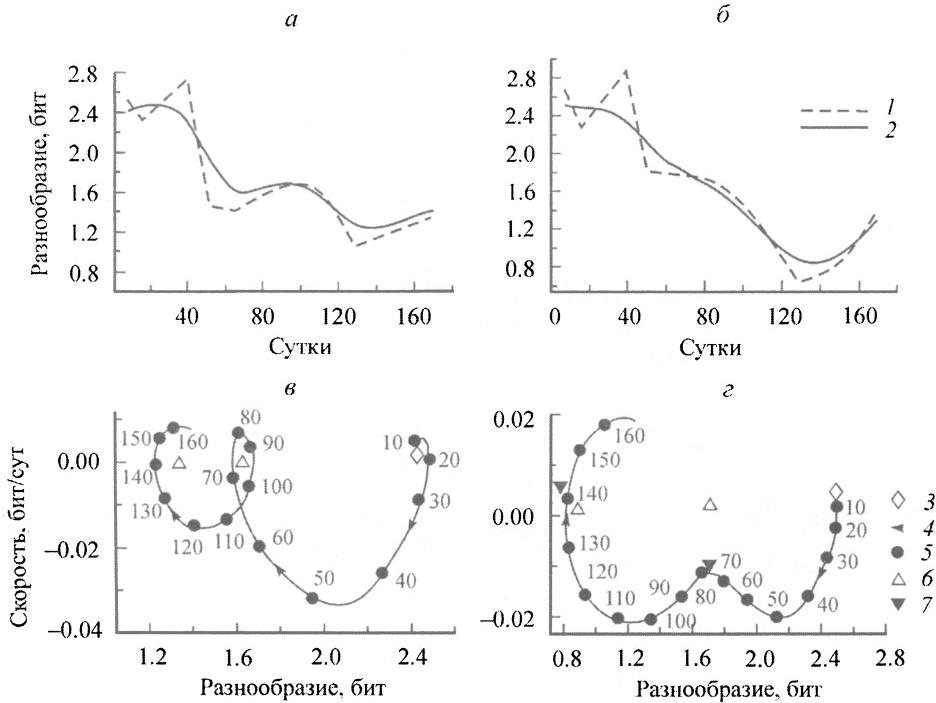


Рис. 2. Динамика разнообразия (*а*, *б*) и динамические фазовые портреты структуры сообщества многоклеточных паразитов гольяна возраста 2+ (*в*, *г*), описанные соответственно по биомассе и численности особей составляющих его видов, из р. Човью.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Dynamics of diversity (*a*, *b*) and dynamic phase portraits of the structure of the metazoan parasite community in the minnow of age 2+ (*c*, *d*) from the Chovju river, described by the biomass and numbers of individuals of the involved parasite species respectively.

Аналогичную картину дает анализ численности составляющих анализируемое сообщество видов. Равновесное состояние с уровнем разнообразия 1.8 бит отмечено на 43-и (12 июня) сут. Далее наблюдается процесс стабилизации — траектория системы на фазовом портрете принимает вид закручивающейся спирали. Однако на 60-е сут (29 июня) в функционировании сообщества наступил критический момент. Дополнительный фактор (межпопуляционные взаимоотношения) вывел его из равновесного состояния, начались структурные перестройки в сторону уменьшения разнообразия. Максимальная скорость структурных перестроек наблюдалась на 80-е сут (19 июля). Затем структурные перестройки стали замедляться, что указывает на приближение сообщества к равновесному состоянию с уровнем разнообразия 0.8 бит (рис. 1, *б*, *г*) при минимальных значениях численности паразитов. Затем на 102-е сут (10 августа) в функционировании сообщества паразитов вновь отмечена критическая точка, но уже с уровнем разнообразия 0.7 бит (рис. 1, *г*).

В сообществе многоклеточных паразитов гольяна возраста 2+ из р. Човью при анализе соотношения обилия паразитов по биомассе, входящих в него видов видно, что первые 80 сут (1 мая—19 июля) шел переходный процесс от состояния с разнообразием 2.4 к состоянию 1.6 бит (рис. 2, *а*). До 19 июня (50-е сут) его структурные перестройки ускорялись, а затем замедлились (рис. 2, *в*). На 75-е сут (14 июля) при уровне разнообразия 1.6 бит система

достигает стационарного состояния. На 70—100-е сут наблюдения (8 июля—8 августа) траектория системы на фазовом портрете приняла вид закручивающейся спирали (рис. 2, в). Это указывает на процесс стабилизации сообщества паразитов в данный период. На 100-е сут (8 августа) в функционировании сообщества отмечена критическая точка. Закручивающаяся спираль перешла в вогнутую дугу, что указывает на начавшиеся структурные перестройки в сторону уменьшения разнообразия. Далее к 145-м сут (22 сентября) сообщество пришло к состоянию равновесия с уровнем разнообразия 1.3 бит.

При анализе соотношения численности особей паразитов в нем также видно, что первые 80 сут (1 мая—19 июля) перестройки в сообществе шли в сторону уменьшения разнообразия, т. е. увеличения обилия небольшого числа видов (рис. 2, б, г). На 50-е сут (19 июня) скорость изменения (по модулю) структуры сообщества максимальна, т. е. до достижения сообществом разнообразия 1.7 бит структурные перестройки ускорялись, а потом до 80-х сут замедлялись (рис. 2, г). На 80-е сут наблюдения на фазовом портрете одна вогнутая дуга переходит в другую, что указывает на наступление критического момента в функционировании сообщества паразитов. Оно приблизилось к равновесному состоянию, соответствующему разнообразию 1.7 бит, но новый фактор привел к дальнейшим структурным перестройкам в сторону еще большего уменьшения разнообразия. К 140-м сут (17 сентября) наблюдения сообщество пришло к состоянию равновесия с уровнем разнообразия 0.9 бит. Далее отмечена еще одна критическая точка в функционировании сообщества, видимо связанная с заселением хозяина новой генерацией паразитов.

Сезонная сукцессия сообщества паразитов гольяна из р. Човью возраста 1+ в значительной степени повторяет таковую паразитов гольяна возраста 2+. При анализе соотношения обилия видов по биомассе видно, что как и в предыдущих случаях, в мае идет процесс формирования их сообщества. На 30-е сут (30 мая) сообщество вошло в равновесное состояние с видовым разнообразием 2.45 бит, минимальной скоростью изменения разнообразия и значительной численностью паразитов (рис. 3, а, в). Однако это равновесное состояние неустойчиво. На 32-е сут (1 июня) межпопуляционные связи привели к дальнейшим перестройкам в сообществе паразитов в сторону уменьшения разнообразия, т.е. увеличению обилия небольшого числа видов. К 100-м сут наблюдения за сообществом (до начала августа) идет переходный процесс от состояния с разнообразием 2.45 к состоянию 1.85 бит. Структурные перестройки сообщества до 50-х сут наблюдения ускоряются, а далее замедляются. На 77-е сут (16 июля) система пришла в состояние равновесия, но уже с уровнем разнообразия 1.85 бит. Траектория системы на фазовом портрете принимает вид закручивающейся спирали, что указывает на процесс стабилизации сообщества в период с 80-х по 100-е сут (18 июля—8 августа). Далее появляется новый экологический фактор, вызвавший на 102-е сут наблюдения в функционировании сообщества появление критической точки. Сообщество вышло из равновесия, и начался его переход к состоянию с разнообразием 1.5 бит (рис. 3, в). На 130—140-е сут (7—17 сентября) сообщество достигает уровня разнообразия 1.5 бит. На 155-е сут начинается его движение в сторону уменьшения разнообразия.

Аналогичную картину дает анализ численности составляющих сообщество видов (рис. 3, б, г). На 80-е сут наблюдения траектория системы на фазовом портрете имеет вид нарушения хода кривой в виде пика, что указывает на критическую точку в функционировании сообщества. К 140-м сут

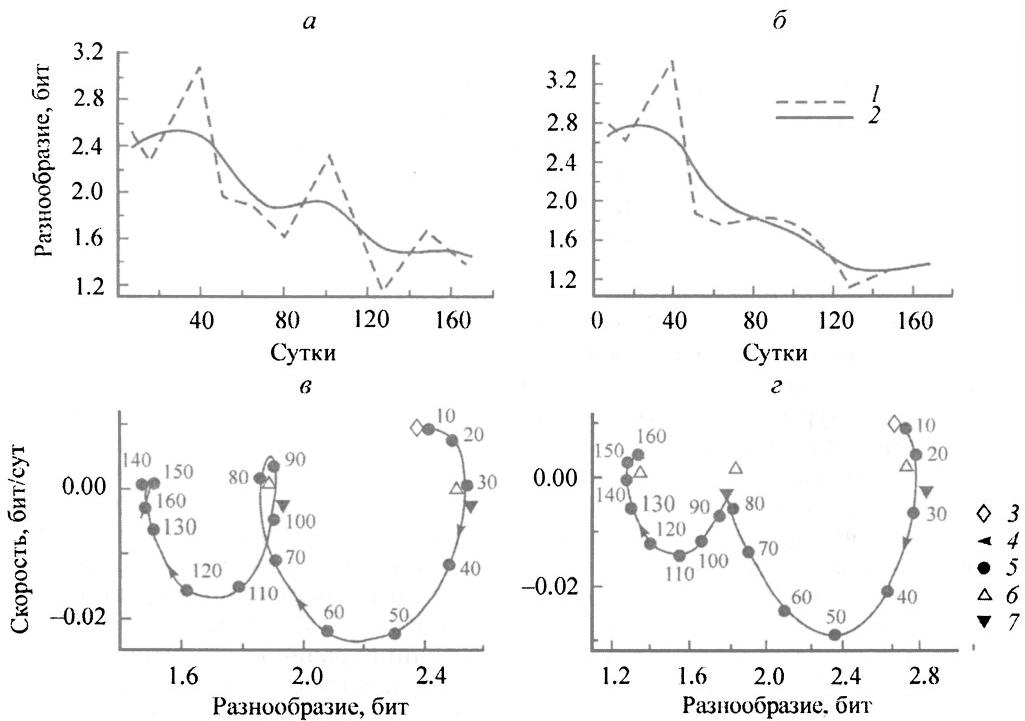


Рис. 3. Динамика разнообразия (*а, б*) и динамические фазовые портреты структуры сообщества паразитов гольяна возраста 1+ (*в, г*) описанные соответственно по биомассе и численности особей составляющих его видов, из р. Човью.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 3. Dynamics of diversity (*a, b*) and dynamic phase portraits of the parasite community in the minnow of age 1+ (*c, d*) from the Chovju river, described by the biomass and numbers of individuals of the involved parasite species respectively.

(17 сентября) сообщество пришло к равновесному состоянию, которому соответствует уровень разнообразия 1.3 бит.

В сообществе паразитов гольяна возраста 0+ из р. Човью при анализе соотношения обилия паразитов по биомассе входящих в него видов видно, что первые 80–90 сут (1 мая–29 июля) идет снижение разнообразия от 1.6 до 0.95 бит (рис. 4, *a, в*). Достигнув на 70-е сут наблюдения за сообществом (9 июля) уровня разнообразия 0.95 бит, оно входит в равновесное состояние, из которого было выведено на 125-е сут (2 сентября). Очевидно, это связано с заселением новой генерацией паразитов рыб. Затем структурные перестройки сообщества ускорились и продолжались до конца срока наблюдения (рис. 4, *в*).

Аналогичная картина структурных перестроек в сообществе паразитов гольяна возраста 0+ из р. Човью отмечена и при анализе соотношения обилия паразитов по численности (рис. 4, *б, г*). Первые 70 сут (1 мая–19 июля) шло снижение скорости изменения разнообразия от 1.3 до 0.8 бит, что указывает на приближение к равновесному состоянию. Далее новый фактор вновь привел к структурным перестройкам (рис. 4, *г*). На 115-е сутки сообщество паразитов пришло к равновесному состоянию с уровнем разнообразия 0.58 бит, в котором оставалось до конца срока наблюдения.

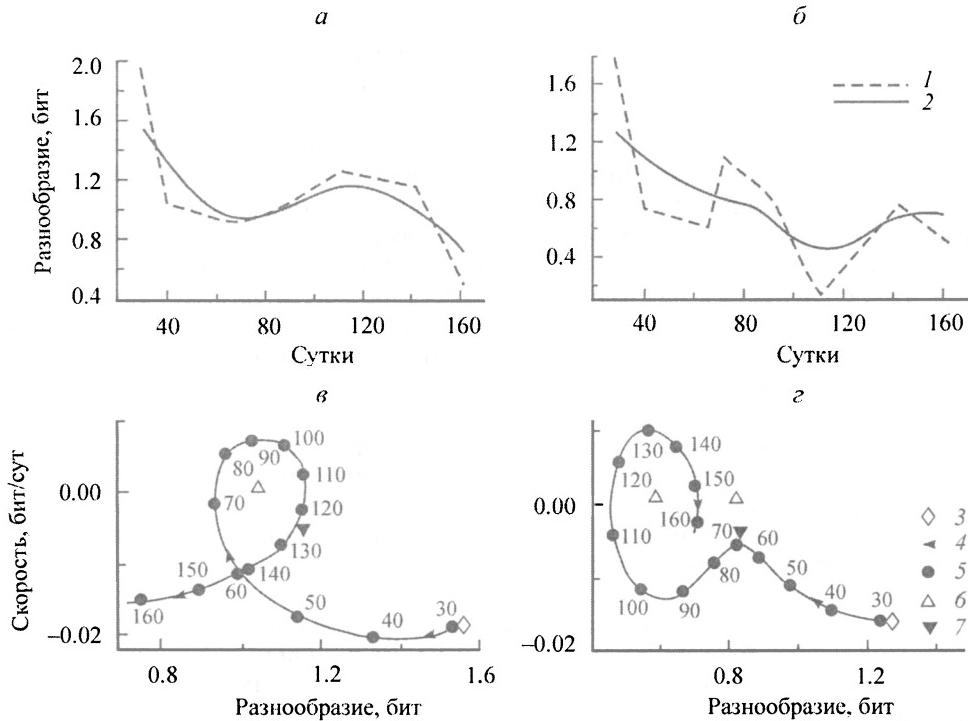


Рис. 4. Динамика разнообразия (*а, б*) и динамические фазовые портреты структуры сообщества паразитов гольяна возраста 0+ (*в, г*), описанные соответственно по биомассе и численности особей составляющих его видов, из р. Човью.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 1. Dynamics of diversity (*a, b*) and dynamic phase portraits of the structure of the parasite community in the minnow of age 0+ (*c, d*) from the Chovju river, described by the biomass and numbers of individuals of the involved parasite species respectively.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Показано (Доровских, 2002; Доровских, Голикова, 2004; Доровских, Степанов, 2006), что в августе завершается разрушение старого сообщества паразитов гольяна и начинает формироваться новое. В сентябре резко возрастает число особей паразитов гольяна и видовое богатство его паразитофагии. Это время формирования нового сообщества, где связи видов еще не установились. Состояние сообщества в июне в значительной мере соответствует характеристикам сообщества в сформированном состоянии. Характеристики же сообщества в июле и августе по своим значениям занимают промежуточное положение между величинами показателей свойственных сообществу в состояниях разрушения и формирования. В это время особи одних видов паразитов отмирают, а у других их видов начинается процесс заселения хозяина новым поколением (Доровских, 1988).

Анализ сезонной динамики структуры сообществ паразитов гольяна возраста 2+—3+, охарактеризованных по биомассе и численности образующих их видов, показал, что критические точки в их развитии наблюдаются в конце июня при уровне разнообразия 1.8—1.9 бит и в середине августа при величине индекса разнообразия 0.7 бит. У сообществ паразитов с рыбами возраста

$1+$  они отмечены в середине июля при значениях индекса Шеннона 1.8 бит. Сообщество паразитов рыб возраста  $0+$  критического состояния достигает в конце первой декады июля при уровне разнообразия 0.8—1.1 бит.

Как видим, даты наступления критических точек в развитии анализируемых сообществ приходятся на конец июня—середину июля и середину августа, т.е. на периоды отмирания паразитов прошлой генерации и появления их особей новой генерации. В первый период критические точки в функционировании сообщества отмечены у хозяев возраста  $1+-3+$ , а во второй период — только для сообществ паразитов гольяна возраста  $2+-3+$ .

У этих сообществ в течение весенне-летне-осеннего времени года имеются несколько состояний равновесия, характеризующиеся нулевой скоростью изменения структуры, а траектория системы на фазовом портрете имеет вид закручающейся спирали.

Первое стационарное состояние у сообществ паразитов с гольяна возраста  $1+-3+$ , характеризуемых по числу особей образующих их видов, отмечено в последней декаде мая—конце июня при значениях индекса Шеннона 1.8—2.4 бит; второе — с середины августа по середину сентября с уровнем разнообразия 0.8—1.4 бит. Сообщество паразитов хозяина возраста  $0+$  в такое состояние входит в последней декаде августа при значении индекса разнообразия 0.6—1.0 бит.

Минимальные скорости изменения структуры анализируемых сообществ паразитов наблюдали в середине июня и июля, а начало таких трансформаций — в последней декаде июня, во второй половине июля—первой декаде августа.

Итак, независимо от того по численности или биомассе охарактеризованы сообщества паразитов гольяна, полученные фазовые портреты довольно точно отражают их сезонную сукцессию. Рассматриваемые системы стабильны в мае—июне при максимальном видовом разнообразии, значительной численности и биомассе паразитов, в конце июня—июле при минимальных значениях этих показателей, в августе—сентябре, когда хозяин в преддверии зимы заселяется новой генерацией паразитов. Первые два состояния сообществ паразитов гольяна отличаются значениями индекса разнообразия более 1.6 бит, третье — значением индекса Шеннона менее 1.4 бит. После прохождения каждого из первых двух стационарных состояний у сообществ наблюдается минимальная скорость трансформации структуры.

В отличие от сообществ паразитов хозяина возраста  $1+-3+$  сообщество гольяна  $0+$  начинает формироваться в июле. Индекс разнообразия такого сообщества менее 1.2 бит.

Функционирование надорганизменной биологической системы есть результат взаимодействия во времени и пространстве составляющих ее элементов. Выяснение принципов регуляции такой системы представляет собой задачу, которая может быть решена лишь с применением правильно выбранных методов исследования.

Описание кинетического поведения сложной системы сводится к совместному анализу скорости количественных изменений интегральной величины, характеризующей надорганизменную систему, и самой этой величины. Такое описание позволяет подойти к анализу собственных свойств сложной биологической системы, в частности ее инерционности. Кроме того, метод динамического фазового портрета, визуализируя ответные реакции сообщества, дает основу для проведения дополнительных исследований для оценки таких фундаментальных свойств сообщества, как устойчивость и упругость, которые недоступны качественному исследованию. Далее, изучая различные

экологические ситуации или проводя дополнительные опыты, используя этот метод можно видеть ответные реакции сообщества на действие импульсных или ступенчатых воздействий. При этом время реагирования отражает инерционность сообщества, а способность возвращаться в исходное состояние или противостоять увеличению воздействия — устойчивость или упругость.

#### Список литературы

- Айламазян А. К., Стась Е. В. Информатика и теория развития. М.: Наука, 1989. 174 с.
- Антомонов Ю. Г. Моделирование биологических систем: Справочник. Киев: Наукова думка, 1977. 260 с.
- Волькенштейн М. В. Биофизика. М.: Наука, 1981. 576 с.
- Доровских Г. Н. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегды (фауна, экология, зоогеография): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 25 с.
- Доровских Г. Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2002. 50 с.
- Доровских Г. Н., Голикова Е. А. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов гольяна речного *Phoxinus phoxinus* (L.) // Паразитология. 2004. Т. 38, вып. 5. С. 413—425.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г. Возраст хозяина и структура компонентных сообществ паразитов у гольяна обыкновенного *Phoxinus phoxinus* (L.) // Вестн. Сыктывкарского ун-та. Сер. 2. Физика. Химия. Биология / Отв. ред. Б. Я. Брач. Сыктывкар: Сыктывкарский госуниверситет, 2006. Вып. 1. С. 102—121.
- Иешко Е. П., Высоцкая Р. У., Сереженко Л. П. Паразитохозяйственные отношения как неспецифический адаптивный синдром // Эколо-популяционный анализ паразитов и кровососущих членистоногих. Петрозаводск, 1991. С. 103—109, 172.
- Попова О. А., Решетников Ю. С., Терещенко В. Г. Новые подходы к мониторингу биоразнообразия водных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. С. 269—277.
- Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С. Математическое моделирование в биофизике. М.: Наука, 1975. 344 с.
- Свиридов Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Главная редакция физико-математической литературы изд-ва «Наука», 1978. 352 с.
- Смирнова И. Р., Козлов Д. В., Колесова Е. В., Колесов В. Н., Крылов А. Н. Ветеринарно-санитарные исследования рыбохозяйственных водоемов Московской области // Ветеринария. 2005. № 11. С. 41—43.
- Терещенко В. Г. Динамика разнообразия рыбного населения озер и водохранилищ России и сопредельных стран: Автореф. ... дис. д-ра биол. наук. СПб., 2005. 49 с.
- Терещенко В. Г., Вербицкий В. Б. Метод фазовых портретов для анализа динамики структуры сообществ гидробионтов // Биология внутренних вод. 1997. № 1. С. 23—31.
- Терещенко В. Г., Терещенко Л. И., Сметанин М. М. Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: ИПЭЭ РАН, 1994. С. 86—98.
- Терещенко В. Г., Надиров С. Н. Формирование структуры рыбного населения предгорного водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36, вып. 2. С. 169—178.
- Терещенко В. Г., Стрельников А. С. Анализ многолетних изменений в рыбной части сообщества Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. 1997. Т. 37, вып. 5. С. 625—634.
- Терещенко В. Г., Трифонова О. В., Терещенко Л. И. Формирование структуры рыбного населения водохранилища при интродукции новых видов рыб с первых лет его существования // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44, вып. 5. С. 619—634.
- Levin S. A. The problem of pattern and scale in ecology. The Robert MacArthur award lecture // Ecology. 1992. Vol. 73, N 6. P. 1943—1967.
- Pielou E. C. Mathematical Ecology. N. Y., 1977. 385 p.

AN ESSAY OF THE APPLICATION OF THE DYNAMIC PHASE PORTRAIT  
METHOD FOR THE ANALYSIS OF STRUCTURAL TRANSFORMATIONS  
IN THE COMPONENT PARASITE COMMUNITIES  
OF THE MINNOW *PHOXINUS PHOXINUS* (L.)

G. N. Dorovskikh, V. G. Tereshchenko

*Key words:* fish parasites, component community, *Phoxinus phoxinus*, phase portrait, seasonal succession.

SUMMARY

The present study aimed to investigate structural changes in communities of fish parasites by the method of «dynamic phase portrait». This method allows revealing equilibrium states of communities and analyzing a response of community near and far from these states. Seasonal succession of the parasite communities in *Phoxinus phoxinus* of different age from the rivers Ulcheksha and Chovju is considered as an example.

The obtained phase portrait were found to reflect the seasonal succession of the parasite communities whether the rate of different parasite species abundance was analyzed by the number or biomass. The process of forming was recorded in the studied parasite communities in May, while in June these communities come to the equilibrium state with maximum species diversity, minimum speed of the diversity's change, and considerable quantity of parasites. However, this equilibrium state is unstable. Interpopulation connections lead to further structural transformations, and at the end of July — the beginning of August, when the above parameters have minimal values, the community comes to a new equilibrium state. Later on, in August—September, when the host fish is invading by a new generation of parasites, the community comes out the equilibrium state.

Unlike the parasite communities in the host of age 1+—3+, the community in *Phoxinus phoxinus* 0+ begins to form in July. Diversity index of such community is lesser.